Écologie, t. 29 (1-2) 1998 : 363-367

LES FORMES D'HUMUS, RÉVÉLATRICES DU FONCTIONNEMENT DE L'ÉCOSYSTÈME : UN EXEMPLE DES PÂTURAGES BOISÉS DU JURA SUISSE*

Elena HAVLICEK[1] & Jean-Michel GOBAT

Laboratoire d'écologie végétale, Institut de botanique, Rue Emile Argand, 11
CH-2007 Neuchâtel, Suisse (Jean-Michel.Gobat@bota.unine.ch)

SUMMARY
(original scientific paper)

THE HUMUS FORMS AS REVELATORS OF ECOSYSTEM ACTIVITY. AN EXAMPLE FROM WOODED PASTURES IN THE SWISS JURA MOUNTAINS.
The micromorphology of three humus forms from wooded pastures in the Jura mountains (in a grassland - at a spruce border - under a spruce, FIG. 1) reveals many aspects of their actual or past activity (FIG. 2). If the three humus forms converge towards the type "mor", the one with the maximal biological activity lays at the border of the spruce crown, in an ecotonal situation. Moreover, the humus form is particularly fit to explain some processes which occur at different spatio-temporal levels and to discuss the hierarchic approach of complex ecosystems.

KEY WORDS: Swiss Jura - Wooded pastures - Humus forms - Micromorphology - Dynamics - Ecotones - Spatio-temporal hierarchic approach.

RÉSUMÉ
(travail original)

La micromorphologie de trois formes d'humus de pâturages boisés du Jura (en pelouse - en limite d'un épicéa - sous un épicéa) met en évidence plusieurs aspects du fonctionnement actuel ou passé. Si les trois montrent une convergence vers le type "mor", le plus actif biologiquement est situé à la lisière de la couronne de l'épicéa, en situation écotonale. La forme d'humus se prête particulièrement à une discussion sur une approche hiérarchique, tant spatiale que temporelle, qui permet de décrire un écosystème complexe.

MOTS CLÉS : Jura suisse - Pâturages boisés - Formes d'humus - Micromorphologie - Dynamique - Écotone - Approche hiérarchique spatio-temporelle.

INTRODUCTION

Les formes d'humus traduisent le fonctionnement actuel de l'écosystème (JABIOL *et al.*, 1995) mais elles mémorisent aussi son histoire. Lors de modifications de la couverture végétale, l'épisolum humifère peut, dans certaines conditions, conserver en son sein des traces de litière provenant d'une végétation antérieure (BERNIER *et al.*, 1993 ; BERNIER & PONGE, 1993 ; 1994). L'évolution rapide des synusies herbacées, particulièrement dans un milieu soumis aux influences anthropiques, trouve dans l'humus un marqueur temporellement adapté. Alors que la strate arborescente se renouvelle après un ou quelques siècles, ce qui est aussi le temps moyen nécessaire à la formation des horizons minéraux (DUCHAUFOUR, 1983), la strate herbacée et l'épisolum humifère peuvent se modifier en quelques années. L'étude des humus a jusqu'ici surtout concerné les forêts, où les apports de litière sont saisonniers et peu perturbés (BARRATT, 1964 ; BRUN, 1978 ; PONGE, 1990 ; LÜSCHER, 1991). L'écosystème sylvo-pastoral, caractérisé par une forte hétérogénéité spatiale et temporelle, se prête particulièrement à une étude détaillée des formes d'humus qui intègrent rapidement et à une petite échelle les modifications des facteurs environnementaux.

MÉTHODE ET NOMENCLATURE

La méthode de prélèvement et d'observation est largement inspirée des travaux de PONGE (1984) et de BERNIER *et al.* (1993). Une colonne de 5x5 cm est dégagée sur une hau-

* Manuscrit reçu le 12 novembre 1996 ; version révisée acceptée pour publication le 2 novembre 1997.
[1] *Ce travail fait partie de la thèse du premier auteur (Subside FNRS 31-30853.91).*

teur constante de 10 cm pour permettre des comparaisons ultérieures entre différents profils. Un nombre variable de micro-couches de l'humus sont individualisées sur le terrain en prenant en compte leurs caractéristiques macroscopiques. Les micro-couches sont récoltées et fixées dans l'alcool. Les éléments qui les composent sont identifiés et quantifiés au laboratoire sous la loupe binoculaire. La nomenclature adoptée pour les formes d'humus est celle de GREEN *et al.* (1993) car, dans cette classification, les définitions des horizons humifères reposent sur les processus biologiques qui s'y déroulent, particulièrement celles des horizons de fermentation (F) où l'accent est mis sur la nature des organismes décomposeurs. La correspondance de cette nomenclature avec celle du Référentiel Pédologique (RP) (A.F.E.S., 1995) est imparfaite, car les critères de différenciation sont fondés sur des concepts partiellement incompatibles. Afin de permettre une comparaison avec d'autres travaux, les formes d'humus portent les noms empruntés aux deux classifications.

LOCALISATION ET CARACTÈRES DU SITE ÉTUDIÉ

La station est localisée dans les Franches-Montagnes, vaste plateau du Jura plissé suisse, à 1 000 m d'altitude. L'épicéa, sélectionné par la pression de pâture, domine la strate arborescente alors que les strates arbustives et herbacées composent une mosaïque complexe (FIG. 1) (GALLANDAT *et al.*, 1995 ; GILLET & GALLANDAT, 1996) formée entre autres par des prés pâturés mésotrophes (*Cynosurion*), des pelouses oligotrophes peu ou pas exploitées par le bétail (*Nardion*) et des groupements de sous-bois dominés par *Galium rotundifolium* et *Oxalis acetosella*. Trois profils d'humus ont été récoltés sur un transect entre le milieu ouvert et le sous-bois. L'humus 241 se situe en milieu ouvert dans la nardaie. L'humus 243, qui se forme également dans une nardaie, est localisé à l'aplomb de la couronne d'un épicéa adulte qui fait partie d'un petit collectif. Le dernier profil d'humus (242) a été récolté sous l'épicéa adulte et la litière provient du groupement de sous-bois. Les trois formes d'humus se développent sur le même type de sol. Il s'agit d'un néoluvisol à pH de l'horizon A situé entre 4 et 4,5, qui est issu d'un loess déposé sur le calcaire (HAVLICEK & GOBAT, 1996).

RÉSULTATS

Trois formes d'humus, un hémimor (n° 241), un leptomoder (n° 243) et un mormoder (n° 242), présentent les caractères micromorphologiques principaux suivants (FIG. 2) :

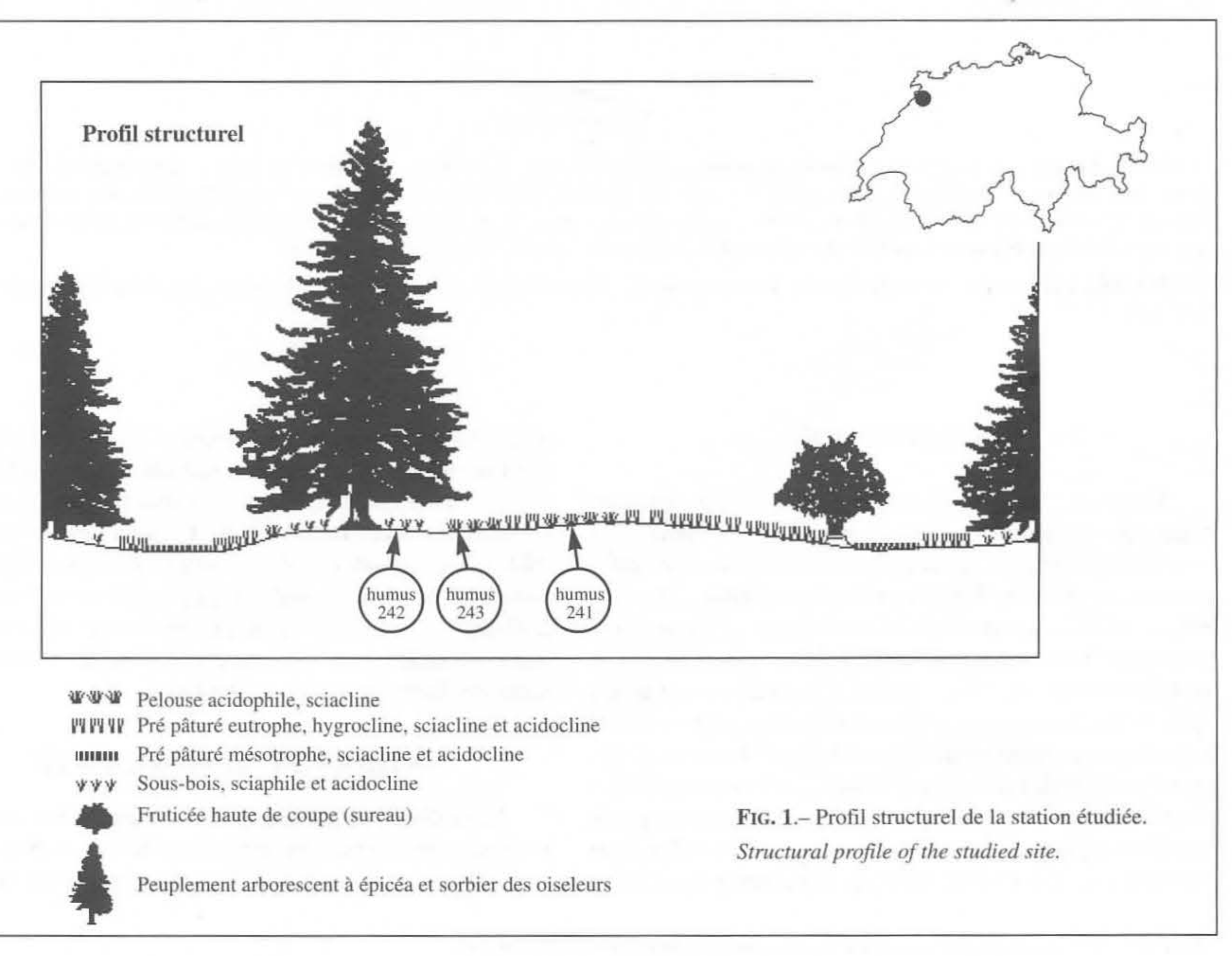


FIG. 1.– Profil structurel de la station étudiée.
Structural profile of the studied site.

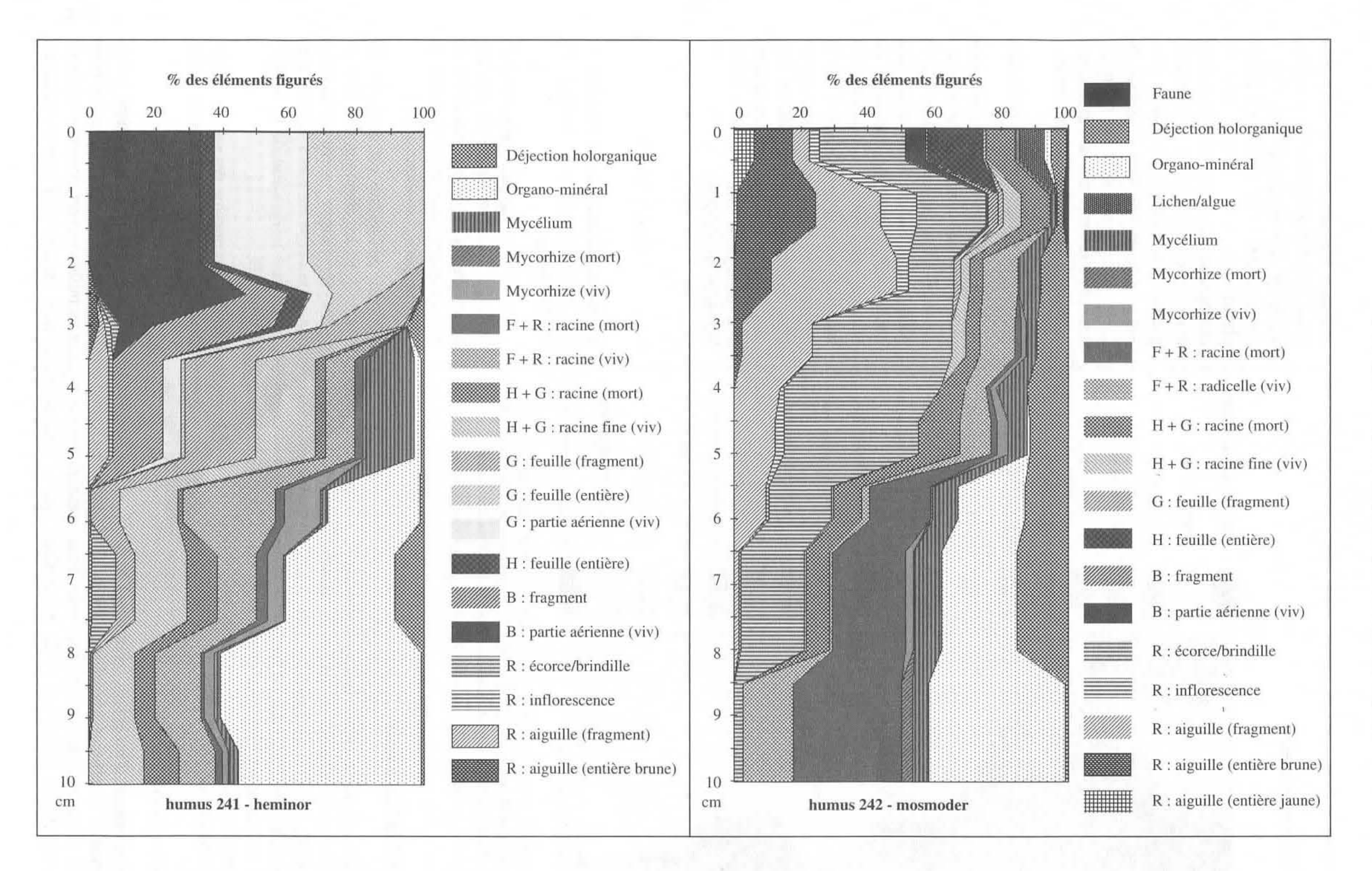


FIG. 2.– Composition micromorphologique de trois formes d'humus des pâturages boisés du Jura (F. : feuillus, R : résineux, H : herbacées, G : graminées, B : bryophytes, déj. holorganique : déj. d'enchytréides, organo-minéral : déjection de vers anéciques).

Micromorphological composition of three humus forms from Jura's wooded pastures.

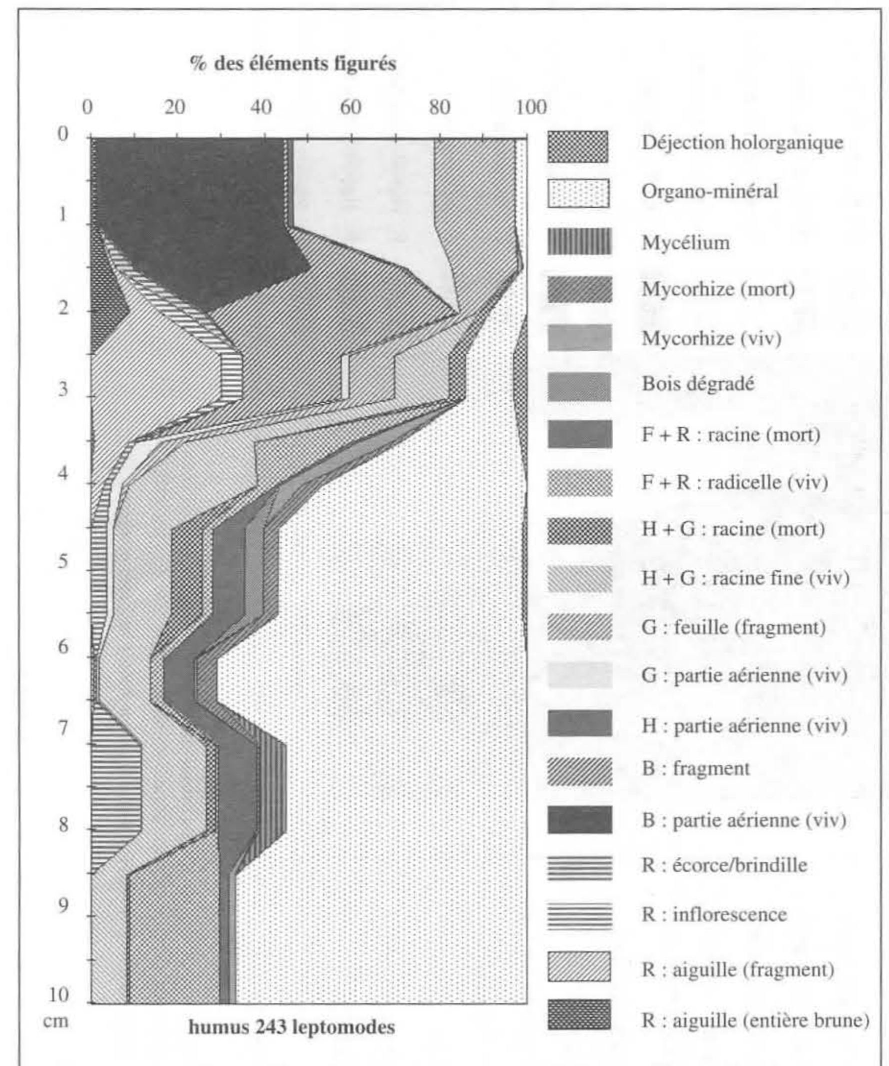


FIG. 2 (suite).– Composition micromorphologique de trois formes d'humus des pâturages boisés du Jura (F : feuillus, R : résineux, H : herbacées, G : graminées, B : bryophytes, déj. holorganique : déj. d'enchytréides, organo-minéral : déjection de vers anéciques).
Micromorphological composition of three humus forms from Jura's wooded pastures.

HÉMIMOR 241 (≈ HÉMIMODER RP)

Sous une pelouse acidocline (néoluvisol hydromorphe) : litière importante (0-3 cm); aiguilles d'épicéas et ébauche d'horizon OH avec déjections d'enchytréides (dès 3 cm); écorces et brindilles d'épicéa (6-8 cm). Le fonctionnement général est ralenti en raison de l'hydromorphie, avec une décomposition mycogène dominante. La couche de 6 à 8 cm peut être interprétée comme un niveau forestier relique.

LEPTOMODER 243 (≈ DYSMULL RP)

Sous la couronne externe d'un épicéa (néoluvisol légèrement hydromorphe) : nombreux bryophytes morts (1-3,5 cm); déjections d'enchytréides (2-3,5 cm); mycélium corrélé à une accumulation d'écorces et de brindilles enfouies traduisant un épisode plus boisé (6,5-8,5 cm); complexe argilo-humique très développé. Les bryophytes morts et les aiguilles n'empêchent pas une bonne activité biologique, probablement en raison d'un apport important d'éléments nutritifs par l'égouttement de la couronne externe. De plus, la surface du sol est aérée par l'effet du pompage des radicelles traçantes de l'épicéa, qui présentent ici leur densité maximale.

MORMODER 242 (≈ DYSMODER RP)

Sous un épicéa (néoluvisol non hydromorphe) : double fonctionnement zoogène (déjections) et mycogène ; tous les stades de décomposition des aiguilles; forte accumulation de brindilles et d'écorces. L'humus est en accord avec les conditions de la litière acidifiante de l'épicéa (partie mycogène du fonctionnement) mais ces dernières sont modérées par les apports d'azote dus au bétail et par la litière herbacée améliorante.

DISCUSSION

La forme d'humus est révélatrice du fonctionnement actuel de l'écosystème

(i) L'hémimor de la pelouse (241) traduit l'hydromorphie de surface accentuée par le piétinement du bétail, facteur écologique primordial dans le contexte pédoclimatique actuel.

(ii) La partie supérieure des humus est dominée par l'activité des enchytréides et/ou des champignons. Plus en profondeur, grâce à la réserve calcique libérée par la roche qui favorise leur activité (PONGE, comm. pers.), les vers anéciques assurent une meilleure intégration de la matière organique à la matière minérale.

(iii) Les nuances de l'hydromorphie des sols de la nardaie sont intégrées dans le fonctionnement plus ou moins actif de l'humus.

Le résultat inattendu, une plus forte activité biologique en milieu semi-ouvert sis à l'aplomb de la couronne extérieure par rapport au milieu ouvert, peut être expliqué par la conjonction de trois causes : (i) l'hydromorphie est

un facteur limitant de l'activité des vers anéciques. (ii) Le pompage hydrique par le système racinaire de l'épicéa assure une meilleure oxygénation du sol dans le périmètre de l'arbre. (iii) L'effet acidifiant de sa litière est tempéré par les apports d'azote du bétail, ce qui représente une différence importante par rapport à des épicéas de forêts fermées, très acidifiants et inhibiteurs de l'activité des microorganismes.

La forme d'humus est révélatrice de la dynamique passée de l'écosystème

(i) En profondeur, plusieurs couches reliques d'écorces et de brindilles d'épicéas traduisent la modification de la répartition spatiale des ligneux.

(ii) Dans l'humus 242, un passage est en cours d'une activité plutôt mycogène à une plus zoogène. Pour mieux relativiser ces processus historiques, il faudrait dater séparément chacune des catégories de matière organique mises en évidence, pour différencier, par exemple, la part des anciennes déjections stabilisées de celle des déjections récentes.

L'étude des formes d'humus permet de discuter le principe des différentes échelles spatiales et temporelles des systèmes écologiques

(i) Les systèmes écologiques sont hiérarchisés tant au niveau spatial que temporel (LAVELLE, 1987). Les différents temps d'évolution des composantes d'un écosystème sylvo-pastoral (arbres, herbages, sols, humus) ne sont pas tous compatibles et rendent nécessaire une approche hiérarchisée. L'étude conjointe des groupements végétaux et des épisolums humifères, qui possèdent la capacité d'intégrer rapidement une modification du milieu, permet une compréhension de la dynamique du pâturage boisé. Dans le cas étudié, il s'avère que c'est la situation d'écotone qui permet un turn-over de la matière organique le plus favorable.

(ii) La forte hétérogénéité spatiale des pâturages boisés (paysage en mosaïque) rend également indispensable une approche fine des humus. L'action de l'homme et du bétail dans ce milieu semi-naturel se surimpose aux facteurs environnementaux naturels et conditionne une extrême complexité spatiale.

CONCLUSIONS

Les formes d'humus sont précieuses pour la compréhension globale de l'écosystème car elles relient le temps d'évolution de la végétation (saison à décennie ou siècle selon la strate végétale) à celui du sol, globalement plus "lent" (décennie à millénaire selon les horizons). Elles constituent ainsi une charnière temporelle et spatiale irremplaçable dans l'écosystème, particulièrement si ce dernier présente une structure hétérogène hiérarchisée. De plus, si les épisolums humifères évoluent rapidement, en réponse aux modifications de la litière, ils sont capables de garder, sous forme de fragments plus ou moins décomposés, la trace d'une végétation alors même que celle-ci a disparu.

REMERCIEMENTS

Les auteurs remercient Jean-François PONGE de l'initiation à sa méthode d'observation des humus et de son amicale collaboration à ce travail.

BIBLIOGRAPHIE

A.F.E.S., 1995.– *Référentiel Pédologique.* INRA Éditions, Paris, 332 p.

BARRATT, B.C., 1964.– A classification of humus forms and microfabrics of temperate grasslands. *J. Soil Sci.,* 15 (2) : 342-356.

BERNIER, N. & PONGE, J.-F., 1993.– Dynamique et stabilité des humus au cours du cycle sylvogénétique d'une pessière d'altitude. *C. R. Acad. Sci. Paris, Sciences de la Vie,* 316 : 647-651.

BERNIER, N. & PONGE, J.-F., 1994.– Humus form dynamics during the sylvogenetic cycle in a mountain spruce forest. *Soil Biol. Biochem.,* 26 (2) : 183-220.

BERNIER, N., PONGE, J.-F. & ANDRÉ, J., 1993.– Comparative study of soil organic layers in two bilberry-spruce forest stands *(Vaccinio-Piceetea).* Relation to forest dynamics. *Geoderma,* 59 : 89-108.

BRUN, J.-J., 1978.– *Etude de quelques humus forestiers aérés acides de l'Est de la France. Critères analytiques, classification morphologique.* Thèse Univ. Nancy I.

DUCHAUFOUR, P., 1983.– *Pédologie. I. Pédogenèse et classification.* Paris, Masson. 2ᵉ éd. 510 p.

GALLANDAT, J.-D., GILLET, F., HAVLICEK, E. & PERRENOUD, A., 1995.– *Typologie et systémique phytoécologiques des pâturages boisés du Jura suisse.* Rapport final PATUBOIS, Université de Neuchâtel, 1 800 p. + 1 cédérom.

GILLET, F. & GALLANDAT, J.-D., 1996.– Integrated synusial phytosociology : some notes on a new, multiscalar approach to vegetation analysis. *J. Veg. Sci.,* 7 : 13-18.

GREEN, R.N., TROWBRIDGE, R.L. & KLINKA, K., 1993.– Towards a Taxonomic Classification of Humus forms. *Forest Science,* Monograph 29, 49 p.

JABIOL, B., BRETHES, A., PONGE, J.-F., TOUTAIN, F. & BRUN, J.-J., 1995.– *L'humus sous toutes ses formes.* ENGREF, Nancy, 64 p.

HAVLICEK, E. & GOBAT, J.-M., 1996.– Les apports éoliens dans les sols du Jura. Etat des connaissances et nouvelles données en pâturages boisés. *Etude et Gestion des Sols,* 3 (3) : 167-178.

LAVELLE, P., 1987.– Interactions, hiérarchies et régulations dans le sol : à la recherche d'une nouvelle approche conceptuelle. *Rev. Ecol. Biol. Sol,* 24 (3) : 219-229.

LÜSCHER, P., 1991.– *Humusbildung und Humuswandlung in Waldbeständen.* Diss. ETH-Zürich, Nr. 9572, 146 p.

PONGE, J.-F., 1984.– Etude écologique d'un humus forestier par l'observation d'un petit volume, premiers résultats. I. La couche L1 d'un moder sous pin sylvestre. *Rev. Ecol. Biol. Sol,* 21 : 161-187.

PONGE, J.-F., 1990.– Ecological study of a forest humus by observing a small volume. I. Penetration of pine litter by mycorrhizal fungi. *Eur. J. For. Path.,* 20 : 290-303.